

**ANOMALIES DU DÉVELOPPEMENT
CHEZ *ANTITHAMNIONELLA SARNIENSIS*
(RHODOPHYCEAE, CERAMIACEAE).**

II : nature des individus issus des tétraspores

Francis MAGNE*

RÉSUMÉ. – Vingt souches de la Cériamiacée *Antithamnionella sarniensis* Lyle, préparées à partir d'individus de nature tétrasporophytique récoltés en des endroits variés du littoral français de l'Atlantique et de la Manche, ont été étudiées en culture. Dans des conditions identiques, leurs tétraspores ont fourni, soit des gamétophytes – ce qui implique pour l'espèce un cycle de développement trigénétique normal – soit directement des tétrasporophytes; ces derniers sont dans une proportion qui varie de 0 à 100 % selon les souches. L'étude caryologique ($n = \text{ca. } 34$; $2n > 60$) montre que ces tétrasporophytes, résultant d'une tétrasporophytogenèse directe, sont diploïdes et sont donc consécutifs à une apoméiose. Leur proportion dans les descendancee donne une estimation de la fréquence de tétrasporophytogenèse (FT). Des cultures expérimentales en conditions contrôlées montrent que la FT peut être considérée comme indépendante de la photopériode et de l'intensité lumineuse, et faiblement dépendante de la température. En outre, la FT est sensiblement stable chez une même souche ainsi que chez les descendants directs de celle-ci; en conséquence, la FT est considérée comme une caractéristique de nature génétique. Les implications de la FT dans la biologie de l'espèce sont discutées, relativement à la dominance des tétrasporophytes dans les populations naturelles, à la structure de celles-ci, à la possibilité d'un passage du cycle normal à un cycle direct ne comportant que des tétrasporophytes. L'éventuelle prise en compte d'une telle caractéristique chez les algues susceptibles d'aquaculture est signalée.

ABSTRACT. – Twenty strains of the ceramiaceous alga *Antithamnionella sarniensis* Lyle, obtained from individuals of tetrasporophytic nature collected in various places of the French coasts of the Atlantic Ocean and the Channel, have been studied in culture. Under the same conditions, their tetraspores gave gametophytes (implying a normal trigenic life cycle in the species) or tetrasporophytes. The latter are present at rates varying from 0 % to 100 % depending on the strains. According to the caryological study ($n = \text{ca. } 34$; $2n > 60$), these direct tetrasporophytes are diploid and considered to be produced by apomeiosis. Their rates in the progenies give an estimation of the frequency of direct tetrasporophytogenesis (FDT). Experimental cultures in monitored conditions show that the FDT may be considered as independent on the photoperiod and the light intensity, and slightly depen-

* Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire de Biologie végétale marine, 7 Quai Saint-Bernard, 75252 Paris Cedex 05.

dent on the temperature. It is argued that FDT is stable in a given strain and its progeny; consequently, the FDT is considered as a genetic character. The implications of the FDT in the biology of the species are discussed, according to the dominance of the tetrasporophytes in natural populations, the population structure, the possibility of evolution of the actual life cycle towards a direct life cycle comprising only tetrasporophytes. The eventual consideration of such a characteristic in aquaculture management is mentioned.

MOTS CLÉS : Rhodophyta, cultures expérimentales, cycles de développement, *Antithamnionella sarniensis*, fréquence de tétrasporophytogenèse directe, apoméiose, biologie des populations, aquaculture.

INTRODUCTION

Une précédente publication (MAGNE, 1986) a souligné l'incertitude qui règne au sujet du cycle de développement de l'*Antithamnionella sarniensis* Lyle. Alors que dans la nature cette espèce semble être représentée presque exclusivement par des tétrasporophytes, les cultures auxquelles elle a donné lieu (SUNDENE, 1964; von STOSCH, 1969; L'HARDY-HALOS, 1985 et 1986) amènent au contraire à conclure qu'elle possède un cycle trigénétique de type *Polysiphonia*.

Une reprise de son étude en culture a conduit à la mise en évidence d'anomalies frappant la formation des tétraspores et les premiers stades du développement des plantules (dont une, dite « anomalie de segmentation des tétraspores » : MAGNE, 1986). Elle a montré en outre qu'une autre anomalie affecte la nature des individus issus des tétraspores : alors que dans un cycle normal ceux-ci sont des gamétophytes, ici les tétraspores, pour une partie d'entre elles, se développent directement en nouveaux tétrasporophytes. L'existence de ce phénomène, tout d'abord annoncée dans une communication devant la Société Phycologique de France (MAGNE et BIDOUX, 1981), a été constatée ensuite chez la même espèce par L'HARDY-HALOS (1985, 1986).

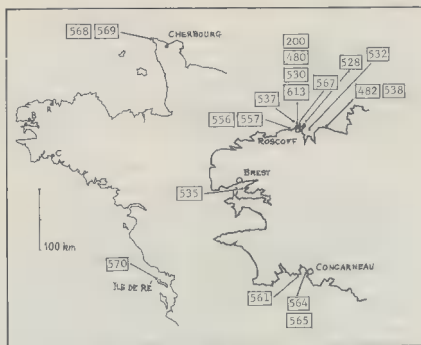
Le présent travail s'est proposé de déterminer les caractéristiques de ce phénomène, en étendant son étude à des souches nombreuses et d'origine aussi diverse que possible, ainsi qu'en précisant l'influence des principaux facteurs du milieu. On a, dans chaque cas, retenu pour critère la composition de la descendance issue directement des tétrasporophytes.

L'ensemble des résultats obtenus justifie la présente publication.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

18 souches d'*Antithamnionella sarniensis* ont été préparées à partir de matériel sauvage et entretenues uniquement par bouturage selon des techniques exposées précédemment (MAGNE, 1986).

Les individus d'origine, identifiés à l'aide des critères proposés par L'HARDY-HALOS (1968), ont été récoltés à mer basse ou par dragage et proviennent de



Carte — Origine géographique des différentes souches.

localités variées de la Manche et de l'Atlantique allant du Cap de la Hague à l'île de Ré (cf. carte). Dans le cas où plusieurs souches sont originaires d'une même localité, on a veillé à ce que les individus d'origine soient séparés par plusieurs mois dans le temps ou bien, si les récoltes ont eu lieu le même jour, par une distance de plusieurs mètres sur le terrain. Les numéros d'identification de ces souches, ainsi que leurs dates et lieux d'origine, sont portés sur le Tableau I.

Deux autres souches sont venues en complément. L'une (n° 200 bis) est issue du développement direct d'une tétraspore de la souche 200. L'autre est la souche préparée en 1954 à Roscoff par H.A. von STOSCH, utilisée par lui-même (1969) et incluse dans la collection de notre laboratoire sous le n° 613.

Les cultures ont été faites en milieu E.S. PROVASOLI «maigre» (cf. MAGNE, 1986), dans des conditions de température de 14, 16, 18 ou 20°C et des conditions de lumière (toujours de type fluorescent «blanc industrie») d'une intensité de 8, 11, 14 ou 20 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ avec des photopériodes de 8 h (jour court ou JC), 12 h (jour moyen ou JM) ou 16 h (jour long JL).

Les cultures sont poursuivies jusqu'à la production de tétraspores; parmi les populations de plantules qui en dérivent, 100 d'entre elles sont prélevées

SOUCHES		DESCENDANCE OBSERVÉE		
date et lieu d'origine	N°	T	G	total
1.VIII.1976 - Ile Verte*	200	77	23	100
(issue de 200)	200bis	83	17	100
13.X.1981 - Ile Verte*	480	87	13	100
14.X.1981 - Beg an Fry	482	0	100	100
3.X.1983 - Pighet**	528	0	100	100
4.X.1983 - Ile Verte*	530	73	27	100
6.X.1983 - Le Béclem**	532	98	2	100
7.X.1983 - Le Caro	535	7	93	100
8.X.1983 - Chenal de Batz*	537	0	100	100
9.X.1983 - Beg an Fry	538	69	15	84 ¹
21.X.1983 - Santec	556	79	21 ²	100
21.X.1983 - Santec	557	96	4	100
22.X.1983 - Beg Meil	561	18	82	100
23.X.1983 - Concarneau	564	100	0	100
23.X.1983 - Concarneau	565	31	69	100
26.X.1983 - Vivier S.B.R.*	567	36	64	100
8.XI.1983 - Goury	568	49	51	100
8.XI.1983 - Goury	569	49	51	100
16.IX.1981 - Ile de Ré	570	28	68	96 ³
1954 - Roscoff***	613	25	75	100

* Localités situées devant la Station Biologique de Roscoff

** Localités situées dans la Baie de Morlaix

*** Souche originale de H. A. von Stosch

(1) Auxquels il faut ajouter 16 individus restés stériles

(2) Comprenant 1 individu portant à la fois des procarpes et des tétrasporocystes

(3) Auxquels il faut ajouter 4 individus restés stériles

Tableau I. — Descendance des souches étudiées : composition en tétrasporophytes (T) et gamétophytes (G) de lots de 100 individus issus de tétraspores formées à 20°C en JM et sous une énergie de 20 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

au hasard alors qu'elles n'ont encore que 1 à 3 mm de haut puis elles sont transférées individuellement en piluliers et cultivées jusqu'à formation d'organes reproducteurs. Ceux-ci, identifiés *in vitro* sous la loupe binoculaire ou le microscope, permettent de déterminer la nature — gamétophytique ou tétrasporophytique — des descendants.

L'étude caryologique a été conduite selon la technique précédemment indiquée (MAGNE, 1986).

RÉSULTATS

1. Nature des souches utilisées

Tous les individus d'*A. sarriensis* récoltés dans la nature au cours de ce travail étaient stériles. Toutefois, les 18 souches préparées ont par la suite, en culture, porté des tétrasporocystes à l'exclusion de tout autre organe de reproduction, montrant que tous les individus retenus comme origine étaient en fait de nature tétrasporophytique. Il en a été de même pour la souche (ici sous le n° 613) préparée par von STOSCH (von STOSCH, 1969), et pour la souche n° 200bis, également tétrasporophytique bien qu'elle soit issue directement d'une tétraspore.

2. Composition de la descendance des tétrasporophytes

L'analyse de la composition de la descendance des tétrasporophytes a montré de façon évidente qu'un certain nombre de tétraspores produites par ceux-ci donnent bien des gaméophytes semblables aux tétrasporophytes comme il est de règle chez les Rhodophycées à cycle de type *Polysiphonia*, mais que d'autres se développent directement en nouveaux tétrasporophytes.

L'étude méthodique des descendance des tétrasporophytes des 20 souches disponibles, cultivées toutes dans les mêmes conditions (température de 20°C, photopériode de jour moyen, éclairage d'énergie 20 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) montre que la proportion de tétraspores redonnant directement des tétrasporophytes varie d'une souche à l'autre (Tableau I).

Précédemment (MAGNE, 1986), on a vu que, chez toutes les souches, de très nombreuses tétraspores sont frappées de monstruosité mais qu'un certain nombre d'entre elles parviennent malgré cela à former un cladome de morphologie normale; ce dernier porte alors le plus souvent à sa base l'embryon monstrueux encore appendu témoignant d'une intervention de l'anomalie de segmentation du tétrasporocyste. Il a paru intéressant de rechercher si la proportion des tétrasporophytes, parmi les plantules frappées d'anomalie, était la même que dans l'ensemble de la descendance. Pour cela, au cours de l'analyse de la descendance de trois de ces souches, des individus marqué par la présence d'un embryon monstrueux à leur base ont fait l'objet d'un décompte particulier. Les résultats sont reportés sur le Tableau II.

SOUCHE	NOMBRE D'INDIVIDUS	DESCENDANCE OBSERVÉE	
		T	G
528	12	0	12
532	12	12	0
561	14	1	13

Tableau II. - Nature d'individus provenant d'embryons monstrueux (mêmes conditions que Tab. I).

3. Action des facteurs externes.

On peut supposer que la production de tétraspores conduisant directement à de nouveaux tétrasporophytes est influençable par les facteurs de l'environnement. Afin de vérifier cette hypothèse, deux séries de cultures expérimentales ont été entreprises.

TEMPÉRATURE	PHOTOPÉRIODE	DESCENDANCE OBSERVÉE		
		T	G	Total
20°C	JL			
	JM	77	23	100
	JC			
18°C	JL			
	JM	89	11	100
	JC			
16°C	JL	90	10	100
	JM ¹	94	6	100
	JC			
14°C	JL	87	13	100
	JM	83	17	100
	JC	78	22	100

(1) Cette expérience, recommencée un an plus tard, a donné comme résultat 95 tétrasporophytes et 5 gamétophytes.

Tableau III. — Action de la température et de la photopériode sur la composition de la descendance. Souche n° 200; éclaircissement d'énergie $20 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

La première, destinée à mettre en évidence une éventuelle influence de la température, a consisté à déterminer la composition de la descendance d'une souche (n° 200) à partir de tétraspores formées à des températures de 14, 16, 18 ou 20°C sous une lumière d'énergie constante de $20 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en conditions JC, JM ou JL. Par mesure de précaution, seules ont été utilisées les tétraspores produites par des thalles eux-mêmes développés entièrement dans les mêmes conditions.

La seconde série de cultures, visant à démasquer une action possible de l'intensité lumineuse, a consisté à déterminer la composition de la descendance de la souche 200 bis à partir de tétraspores formées à 20°C, en condition JM, sous éclaircissement d'une valeur énergétique de 8, 11, 14 ou $20 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Comme au cours de l'expérience précédente, des précautions ont été prises pour que les thalles géniteurs aient effectué tout leur développement sous les conditions employées.

Les résultats sont reportés respectivement sur les Tableaux III et IV.

INTENSITÉ D'ÉCLAIREMENT (en $\mu\text{E.m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	DESCENDANCE OBSERVÉE		
	T	G	Total
8	76	24	100
11	79	21	100
14	78	22	100
20	83	17	100

Tableau IV. — Action de l'intensité d'éclairement sur la composition de la descendance. Souche n° 200 bis; température 20°C; photopériode JM.

4. Observations sur le comportement des souches.

Durant le déroulement de ce travail, des observations accumulées ont conduit à mettre en évidence, parmi les souches utilisées, des différences de comportement réelles bien que difficiles à quantifier; elles concernent surtout l'aptitude à la formation de tétraspores (fécondité) ainsi que la rapidité de celle-ci (précocité).

Alors que la plupart des souches forment des tétraspores en grande quantité, d'autres au contraire, dans les mêmes conditions, en forment très peu; chez certaines cette production se fait rapidement, alors qu'à d'autres elle ne s'obtient qu'après une durée de culture bien plus longue, toutes autres conditions étant identiques. On peut dire également que ces tendances se retrouvent en général dans la descendance, mais pas nécessairement au même degré chez tous les individus. Ainsi, les souches 538 et 570 se sont révélées très « paresseuses » et, parmi leurs descendants directs, certains sont restés obstinément stériles en dépit de renouvellements réitérés du milieu et de transferts dans d'autres conditions de lumière et de température. À l'inverse, la souche 200 est l'une des plus fécondes et des plus hâtives; de plus, l'un de ses descendants directs (tétrasporophyte né d'une téraspore) s'est fait remarquer par les mêmes qualités poussées à un degré plus élevé encore et a constitué l'origine de la souche 200 bis, la plus performante de toute la série.

5. Étude caryologique.

Des dénombrements de chromosomes ont été entrepris sur des apex de cladomes montés *in toto* en préparations permanentes colorées par la méthode de Feulgen. Ils se sont heurtés à des difficultés matérielles importantes dues à la petite taille des noyaux, dont le diamètre est d'environ 6 μm en fin de prophase, le stade le plus favorable.

Les résultats montrent que les gamétophytes rencontrés dans la descendance (des souches 200, 200 bis et 557) présentent un nombre de chromosomes

compris entre 30 et 40, le nombre le plus vraisemblable paraissant être $n = 34$, tandis que les tétrasporophytes d'origine, ainsi que les tétrasporophytes présents dans la descendance (des souches 200 et 200 bis), possèdent un nombre de chromosomes largement supérieur à 60.

Les dénombrements demanderaient à être étendus aux autres souches et à leurs descendants mais en attendant, les présents résultats, bien qu'imparfaits, sont suffisants pour affirmer que les tétrasporophytes issus directement de tétraspores sont diploïdes.

Parallèlement, une étude des divisions nucléaires dans les tétrasporocystes a été conduite, à la fois sur des représentants de la souche 528 dont les tétraspores n'ont donné que des gamétophytes, et sur des représentants de la souche 564 dont les tétraspores n'ont donné que des tétrasporophytes. Cette étude comparative n'a pu encore être menée à son terme par défaut d'un nombre suffisant de figures de fin de prophase de 1ère division. Elle a toutefois permis de constater qu'au début de cette même prophase les filaments chromatiques présentent des signes évidents d'appariement (synapsis) chez la première souche mais non chez la seconde.

DISCUSSION

1. Le cycle de développement de l'*A. sarriensis*.

En montrant que, chez l'*A. sarriensis*, une partie au moins des tétraspores se développent en gamétophytes semblables aux tétrasporophytes, les résultats du présent travail confirment la conclusion des travaux antérieurs selon laquelle cette espèce présente fondamentalement un cycle de développement de type *Polysiphonia*. Ils confirment en outre le fait, annoncé par nous-même (MAGNE et BIDOUX, 1981) puis retrouvé par L'HARDY-HALOS (1985), que les autres tétraspores se développent directement en nouveaux tétrasporophytes. Ce dernier phénomène, qui doit être assimilé à une anomalie du cycle de développement, sera désigné ici par le terme de tétrasporophytogenèse directe des tétrasporophytes, à préférer à celui, ambigu, de tétrasporogenèse directe des sporophytes proposé par L'HARDY-HALOS (*op. cit.*).

2. La tétrasporophytogenèse directe des tétrasporophytes.

La production directe de tétrasporophytes à partir de tétraspores est déjà connue chez les Algues rouges. Depuis longtemps, on admet que certaines espèces ne sont représentées que par des tétrasporophytes dont les tétraspores redonnent de nouveaux tétrasporophytes. Ceci a effectivement été prouvé par des cultures chez un certain nombre d'espèces : *Faucheia laciniata* (WEST et NORRIS, 1966), *Heterosiphonia densiuscula* (WEST, 1970 a), *Rhodochorton concrescens* (WEST, 1970 b), *Acrochaetium proskaueri* (WEST, 1972), *Fosliella farinosa* (CHAMBERLAIN, 1977), *Rhodochorton membranaceum* (WEST, 1979), *Dermatolithon litorale* (SUNESON, 1982), *Lomentaria orcadensis* (FORAN et GUIRY, 1983) et *Hiddenbrandia rubra* (FLETCHER, 1983).

Toutefois, le phénomène étudié dans le présent travail diffère de celui qui se manifeste chez les espèces ci-dessus citées, en ce que, chez *A. sarniensis*, les tétraspores conduisant directement à des tétrasporophytes apparaissent sporadiquement parmi les tétraspores normales, et en mélange avec celles-ci sur les mêmes individus. Un tel comportement a, lui aussi, été signalé chez des Rhodophycées en culture : pour la première fois chez *Callithamnion corymbosum* par HASSINGER-HUIZENGA (1952), puis chez un *Callithamnion* sp. par WEST et NORRIS (1966), chez des *Iridea* (sous le nom de *Gigartina* : KIM, 1976), enfin chez *Atractophora hypnoides*, *Schmitzia hiscockiana* et *Gloiosiphonia capillaris* par MAGGS (1985). Sans doute en est-il de même chez le *Ptilota serrata* à Terre-Neuve, comme on peut le penser à la lecture d'un résumé de WHITTICK (1984).

L'intensité de la tétrasporophytogenèse directe de nature sporadique peut être exprimée par une **fréquence de tétrasporophytogenèse** définie par la proportion des tétrasporophytes issus directement des tétraspores.

3. La fréquence de tétrasporophytogenèse et les facteurs du milieu.

Les résultats apparents sur les Tableaux III et IV montrent que la fréquence de tétrasporophytogenèse est une caractéristique indépendante dans une assez grande mesure des conditions d'ambiance les plus courantes. Ainsi, elle n'est pas sensible à l'intensité de l'énergie fournie. Le calcul statistique appliqué aux données du Tableau III donne

$$\chi^2 = 1,55, \text{ soit } \alpha > 0,50.$$

Elle n'est pas sensible non plus à la photopériode. Le traitement statistique des résultats obtenus à 16° en JL et JM d'une part, à 14° en JL, JM et JC d'autre part (Tableau III), donne respectivement

$$\chi^2 = 1,08 \text{ soit } \alpha = \text{ca. } 0,30.$$

$$\text{et } \chi^2 = 2,83 \text{ soit } \alpha > 0,30.$$

Enfin, elle n'est que légèrement sensible à la température, les températures de 16° et 18°C semblant les plus favorables. C'est au moins ce que paraît confirmer le calcul statistique appliqué aux résultats obtenus en JM à 14, 16, 18 et 20°C (Tableau III), pour lesquels il donne

$$\chi^2 = 13,31 \text{ soit } \alpha < 0,01.$$

Il faut toutefois noter que cette influence reste de nature stimulatrice et ne peut être tenue pour responsable de l'apparition de la tétrasporophytogenèse.

En résumé, les résultats obtenus ici tendent, dans leur ensemble, à faire considérer cette dernière comme une caractéristique relativement indépendante de l'environnement.

D'autres auteurs, à propos d'autres espèces, seraient plutôt d'un avis différent. Ainsi WHITTICK (1984), qui a constaté dans les populations de *Ptilota serrata* de Terre-Neuve une dominance de tétrasporophytes, pense que ceci est dû à ce que la méiose dans les tétrasporocystes n'est que facultative et que ce phénomène est sous contrôle de l'environnement. De son côté, MAGGS (1985) fait état, chez *Atractophora hypnoides*, *Schmitzia hiscockiana* et *Gloiosiphonia*

capillaris, au cours de la production directe de tétrasporophytes que manifestent ces algues en culture, d'une influence des facteurs de l'environnement; en particulier, les photopériodes courtes en augmenteraient la proportion. Ces très intéressantes contributions ne pourront être valablement discutées que lorsqu'on disposera des arguments et des preuves des auteurs, car elles ne sont encore qu'à l'état de résumés. Toutefois, elles laissent déjà supposer que la question de la tétrasporophytogenèse directe est complexe et ne peut se ramener au cas d'une seule espèce.

4. La fréquence de tétrasporophytogenèse, caractéristique de nature génétique.

Le présent travail apporte trois résultats importants.

Tout d'abord, il montre que la fréquence des tétrasporophytes dans la descendance semble se comporter comme un caractère stable chez une souche donnée. L'ensemble des résultats obtenus sur les souches 200 et 200 bis (cf. tableaux I, II et IV) montre en effet qu'une même souche, soumise à plusieurs reprises à l'analyse de descendance, fournit toujours des résultats d'un même ordre de grandeur, même à une année d'intervalle (cf. note (1), tableau III), et même dans des conditions d'environnement variées. Bien que des recherches comparables n'aient pas été entreprises sur chacune des autres souches, on peut penser que chez elles, et sous réserve d'une confirmation ultérieure, la fréquence de tétrasporophytogenèse qui leur est propre est également un caractère stable.

L'HARDY-HALOS (1985, p. 96) n'est pas parvenue au même résultat puisque selon elle, chez la même espèce, «.. le pourcentage de tétraspores directes (...) s'accroît au cours du vieillissement des thalles...». Il n'est malheureusement pas possible de discuter cette très intéressante notion. Tout d'abord parce que le présent travail a été basé essentiellement sur des thalles en plein développement; ensuite parce que, ni dans la publication citée ci-dessus, ni dans la suivante (L'HARDY-HALOS, 1986) qui traite du même sujet, ne figurent de renseignements sur la méthode utilisée pour établir l'existence de ce phénomène, sur le critère d'appréciation d'abondance, ni même sur les conditions de culture.

Un autre résultat se dégage de la comparaison qui peut être faite, sur le Tableau I, des résultats obtenus dans des conditions identiques, d'une part par la souche 200, d'autre part par la souche 200 bis qui en dérive directement par développement d'une de ses tétraspores apoméiotiques: la fréquence de tétrasporophytogenèse se transmet quasi-inchangée des parents aux descendants directs par voie de mitose: là encore, on peut penser que cette propriété n'est pas limitée à la souche 200 et qu'elle se retrouvera chez les autres souches étudiées.

Enfin, ce travail montre que la valeur de la fréquence de tétrasporophytogenèse peut être différente d'une souche à l'autre et qu'elle peut varier (tableau I) de 0 % (souches 482, 528 et 537) à 100 % (souche 564) en passant par des valeurs intermédiaires très diverses: 7 %, 18 %, 25 %, ca. 30 %, ca. 80 %, 98 %. On ne peut actuellement préciser l'amplitude de variation de ces valeurs pour les différentes souches. Celles-ci, à l'exception des souches 200 et 200 bis, n'ont en effet été l'objet que d'une seule analyse de descendance. Toutefois, le fait que

les résultats de cette dernière ont été obtenus à partir d'un échantillonnage non négligeable, et que d'autre part l'exemple des souches 200 et 200 bis, où la tétrasporophytogenèse s'est révélée relativement stable, risque d'être transposable aux autres, incline à penser que ces différentes valeurs ont une signification et que très vraisemblablement, lorsque des investigations plus étendues auront permis de les définir plus étroitement, elles permettront de caractériser différentes lignées.

Ainsi, la fréquence de tétrasporophytogenèse, par sa stabilité chez une même souche, sa relative indépendance des paramètres de l'environnement, sa variabilité d'une souche à une autre, sa transmissibilité par voie de mitose, doit être considérée comme l'expression d'un caractère génétique dont il faudra, pour le moins, étudier la transmission au cours de la reproduction sexuée.

5. Tétrasporophytogenèse directe et apoméiose.

L'existence de tétraspores se développant directement en tétrasporophytes ne peut se concevoir que si leur formation s'est faite sans intervention de la méiose. En fait, ainsi que l'a remarqué DIXON (1973, p. 190). — remarque qui reste encore valable —, cette hypothèse qui a été souvent avancée n'a reçu de confirmation cytologique sérieuse qu'à propos du *Dermatolithon litorale* (SUNESON, 1950); encore s'agit-il là d'un cas un peu particulier, l'espèce présentant des bispores (uninucléées) et non des tétraspores.

Les résultats de l'étude caryologique d'*A. samiensis* montrent, par le dénombrement des chromosomes, que les tétrasporophytes issus directement des tétraspores sont diploïdes tout comme les individus qui ont produit les tétraspores, et par l'étude des cinèses dans les tétrasporocystes concernés, que la première de celles-ci ne présente pas au cours de la prophase le stade synapsis qui est l'une des caractéristiques d'une division méiotique. Ce sont là des preuves convergentes montrant que la production de tétraspores à l'origine d'une tétrasporophytogenèse directe s'effectue sans méiose. Bien que ces preuves ne concernent que cinq des souches étudiées, elles autorisent à penser qu'il doit en être de même pour toutes les autres qui présentent le même phénomène. Si le cas du *Dermatolithon litorale* signalé ci-dessus peut être mis à part, le présent travail constitue la première démonstration cytologique d'une formation apoméiotique de tétraspores.

On peut raisonnablement penser que la formation apoméiotique des tétraspores est la cause première de la tétrasporophytogenèse directe et, en retour, que la fréquence des tétrasporophytes dans les descendances peut fournir une estimation de la fréquence d'apoméiose. Tel est le point de vue qui a été adopté dans le cours du présent travail. On doit toutefois se demander si, dans le cas particulier de l'*A. samiensis*, cette donnée est réellement fiable. Ainsi que cela a été rappelé déjà, chez cette espèce en effet de très nombreuses plantules ne peuvent atteindre l'état adulte que si elles parviennent à se dégager des monstruosité consécutives à l'anomalie de segmentation des tétrasporocystes; on peut craindre que celle-ci ne s'accompagne d'une action de sélection sur l'une

ou l'autre des catégories d'individus (gamétophytes ou sporophytes), ce qui en modifierait la proportion dans les descendance. Il n'y a pour le moment pas de réfutation directe possible de cette objection; toutefois, son éventualité ne semble pas à craindre. En effet, comme le montre la comparaison des résultats portés Tableau II à ceux du Tableau I relatifs aux souches 528, 532 et 561, la proportion de tétrasporophytes dans la descendance demeure sensiblement la même, qu'elle soit déterminée à partir de l'ensemble des individus des sporées ou seulement à partir d'individus ayant manifestement été soumis à l'anomalie en question. Un autre argument dans le même sens est constitué par le fait que certaines souches (482, 528, 537 et 564 : cf. Tableau I) produisent des tétraspores donnant, soit toutes des gamétophytes, soit toutes directement des tétrasporophytes; c'est une preuve que l'anomalie de segmentation - qui se manifeste chez toutes les souches (MAGNE, 1986) - n'a pas d'influence sur la composition des descendance. On peut donc admettre que la fréquence des tétrasporophytes dans ces dernières est un reflet de la fréquence de l'apoméiose et qu'elle peut être retenue pour fournir une estimation de celle-ci.

6. *L.A. sarniensis* dans la nature.

Les résultats obtenus au cours de ce travail permettent d'introduire un certain nombre d'hypothèses sur la biologie de l'espèce dans la nature, à propos de laquelle des problèmes se posent, ainsi qu'on l'a vu (cf. Introduction). Ce point a déjà été abordé par L'HARDY-HALOS (1985; 1986).

La tétrasporophytogenèse directe est en mesure de fournir une explication à la dominance des tétrasporophytes dans la nature, au moins autant que la multiplication végétative par bouturage parfois invoquée (von STOSCH, 1969, p. 391; L'HARDY-HALOS, 1985 p. 93). Cette dernière, qui peut être aisément observée dans les cultures, est en revanche d'un impact très difficile à évaluer dans la nature. La haute fréquence de tétrasporophytogenèse de nombreuses souches constitue une potentialité de multiplication très efficace dans la stratégie de propagation de l'espèce; elle peut rendre compte en particulier du développement sporadique exubérant des populations qu'on observe souvent. Toutefois, la très grande rareté des gamétophytes dans la nature s'explique encore mal, dès lors que leur obtention dans les cultures est aisée. Il est possible qu'aux rares points du littoral où ils ont été observés (L'HARDY-HALOS, 1985 p. 91), la proportion de lignées à faible fréquence d'apoméiose soit plus élevée qu'ailleurs : une prospection dans ce sens pourrait apporter des éléments de réponse.

L'étude en culture de multiples souches de la même espèce semble n'avoir été, chez les Rhodophycées marines, entreprise que récemment (MASUDA et KUROGI, 1985). Chez *A. sarniensis*, elle montre que les populations de cette espèce sont hétérogènes et très vraisemblablement constituées de mosaïques de lignées qu'on peut espérer caractériser par leur fréquence de tétrasporophytogenèse; ceci ne saurait surprendre, mais il importait de le démontrer. On ignore présentement l'aire géographique couverte par chaque lignée, dont l'extension est d'ailleurs certainement modifiable au gré des hasards de la dissémination des diaspores. On a vu (Tableau I) qu'on peut rencontrer des représentants d'une

même lignée à quelques mètres l'un de l'autre (souches 556 et 557 d'une part, 568 et 569 d'autre part) mais qu'aussi des représentants de deux lignées différentes peuvent être localisés en des lieux très voisins (souches 564 et 565).

J. FELDMANN (1952) envisagé que le cycle des Rhodophycées représentées seulement par des tétrasporophytes pourrait tirer son origine d'un cycle normal (de type *Polysiphonia*) par disparition de la méiose dans les tétrasporocystes. Le cas de l'*A. sarniensis* nous offre peut-être un exemple d'une telle évolution en cours d'accomplissement; à terme, en effet, l'espèce devrait n'être plus représentée que par des lignées à fréquence d'apoméiose de 100 %, plus compétitives parce qu'à multiplication plus rapide. Cette interprétation toutefois demeure bien fragile, car on ne sait rien encore du déterminisme profond de l'apparition de l'apoméiose (. . par mutations ?) ni du comportement de la fréquence au cours de sa transmission par voie sexuée. Et puis, on ne peut exclure la possibilité d'un passage immédiat et spontané d'un type de cycle à un autre, comme MASUDA et KUROGI (o. c.) viennent d'en fournir un exemple.

7. Extension de la tétrasporophytogenèse directe chez les Rhodophycées.

Depuis la première mention (HASSINGER-HUIZENGA, 1952) d'une tétrasporophytogenèse directe de type sporadique (c'est-à-dire n'affectant pas la totalité des tétraspores comme c'est le cas chez *Lomentaria orcadensis* (FORAN et GUIRY, 1983) par exemple), d'autres cas ont été mis en évidence en culture, soit parmi des Cériamiacées (WEST et NORRIS, 1966; MAGNE et BIDOUX, 1981; L'HARDY-HALOS, 1985), soit parmi des Rhodophycées d'autres groupes (KIM, 1976; MAGGS, 1985). Par ailleurs, au cours de ces dernières années, l'intérêt s'est accru pour l'étude des populations d'espèces chez lesquelles, dans la nature, les tétrasporophytes se trouvent être en proportion dominante (HANSEN et DOYLE, 1976; PEREZ et BRAUD, 1978; KAIN, 1984; WHITTICK, 1984). Pour expliquer une telle situation, certains des auteurs (HANSEN et DOYLE; WHITTICK) ont proposé l'hypothèse d'une intervention, au moins partielle, de l'apoméiose et donc d'une tétrasporophytogenèse directe; les conclusions du présent travail leur apportent un certain soutien, sans que toutefois cette hypothèse puisse rendre compte de tous les cas (DYCK et al., 1985).

L'étude de ce problème peut être d'un intérêt majeur lorsqu'il se rencontre chez des espèces susceptibles d'aquaculture, et cela semble être le cas chez *Eucheuma spinosum* selon PEREZ et BRAUD (1978). D'après ces auteurs, les populations obtenues en culture sont en effet constituées, à une écrasante majorité, de tétrasporophytes; d'autre part, il est souhaitable, pour les impératifs de rentabilité, que l'ensemencement soit fait à partir de spores plutôt que de boutures. Dans de telles conditions, il conviendrait de rechercher s'il existe, chez cette espèce aussi, des lignées caractérisées par leur fréquence de tétrasporophytogenèse et alors de n'employer pour les cultures que les plus performantes d'entre elles.

REMERCIEMENTS

L'auteur tient à remercier M. le Professeur H.A. von STOSCH qui a aimablement fourni sa souche d'*A. sarniensis*; Mme M.-F. SIMON qui lui a procuré le matériel provenant de Goury; M. B. JEUNE pour ses conseils dans le traitement statistique des résultats; M. G. CUSSET et Mme M. THOMAS pour leurs avis au cours de discussions amicales; enfin M. C. BIDOUX qui a assuré une fraction importante du travail matériel.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CHAMBERLAIN Y.M., 1977 - Observations on *Fosliella farinosa* (Rhodophyta, Corallinaceae) in the British Isles. *Brit. Phycol. J.* 12 (4) : 343-358.
- DIXON P.S., 1973 - *Biology of the Rhodophyta*. Liverpool, Oliver et Boyd, 285 p.
- DYCK L., DE WREEDE R.E., GARBARY D.J., 1985 - Life history phases in *Iridia cordata* (Gigartinales) : relative abundance and distribution from British Columbia to California. *Jap. J. Phycol.* 33 : 225-232.
- FELDMANN J., 1952 - Les cycles de reproduction des algues et leurs rapports avec la phylogénie. *Rev. Cytol. Biol. Végét.* 13 : 1-49.
- FLETCHER R.L., 1983 - Studies on *Hildenbrandia* from the south coast of England. *Brit. Phycol. J.* 18 (2) : 203-204.
- FORAN C.F. et GUIRY M.D., 1983 - The life history in culture of isolates of *Lomentaria orcadensis* (Rhodophyta) from Ireland and Scotland. *Brit. Phycol. J.* 18 (2) : 204.
- HANSEN J.E. et DOYLE W.T., 1976 - Ecology and natural history of *Iridia cordata* : Population structure. *J. Phycol.* 12 : 273-278.
- HASSINGER-HUIZENGA H., 1952 - Generationswechsel und Geschlechtbestimmung bei *Callithamnion corymbosum* (Sm.) Lyngb. *Archiv. Protistenk.* 98 : 91-124, 6 pl.
- KAIN (JONES) J.M., 1984 - *Plocamium cartilagineum* in the Isle of Man : why are there so many tetrasporophytes ? *Brit. Phycol. J.* 19 (2) : 195.
- KIM Dong Ho, 1976 - A study of the development of cystocarps and tetrasporangial sori in Gigartinales (Rhodophyta, Gigartinales). *Nova Hedwigia* 27 : 94 p.
- L'HARDY-HALOS M.-Th., 1968 - Les Ceramiaceae (Rhodophyceae Florideae) des côtes de Bretagne. I. Le genre *Antithamnion* Nägeli. *Rev. Algol. n.s.* 9 : 152-183, pl. 7.
- L'HARDY-HALOS M.-Th., 1985 - Les Céramiacées (Rhodophycées) des côtes de Bretagne. II. Particularités biologiques de l'*Antithamnion sarniense* (Lyle) G. Feldmann et de l'*A. spirographidis* Schifferner. *Rev. Cytol. Biol. Vég., Bot.* 11 : 89-116.
- L'HARDY-HALOS M.-Th., 1986 - Observations on two species of *Antithamnionella* from the coasts of Brittany. *Bot. Mar.* 29 : 37-42.
- MAGGS C.A., 1985 - Environmental regulation of tetrasporophyte recycling in some heteromorphic red algae. *Int. Phycol. Congr.* 2 (Copenhague), p. 100.
- MAGNE F., 1986 - Anomalies du développement chez *Antithamnionella sarniense* (Rhodophyceae, Ceramiaceae). I : Formation et début du développement des tétraspores. *Cryptogamie, Algologie* 7 (2) : 135-147.
- MAGNE F. et BIDOUX Cl., 1981 - Comportement reproducteur «anormal» chez une souche d'*Antithamnion sarniense*. *Soc. Phycol. France*, 14 septembre à La Rochelle (communication orale).
- MASUDA M. et KUROI M., 1985 - Life history patterns and geographical distribution

- of the species of *Mastocarpus* from Japan. In HARA H. (Ed.), *Origin and evolution of diversity in Plants and plant communities*. Tokyo, Academic Scientific Books Inc., 396 p.
- PEREZ R. et BRAUD J.-P., 1978 — Possibilité d'une culture industrielle de l'algue rouge *Eucheuma spinosum* dans le Golfe de Tadjourah. *Science et Pêche, Bull. I.S.T.P.M.* 285 : 1-27.
- STOSCH H.A. von, 1969 — Observations on *Corallina*, *Jania* and other red algae in culture. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 6 : 389-399.
- SUNDENE O., 1964 — The conspecificity of *Antrithamnion sarniense* and *A. spirographidis* in view of culture experiments. *Nytt Mag. Bot.* 12 : 35-42, 3 pl.
- SUNESON S., 1950 — The cytology of the bispore formation of two species of *Lithophyllum* (*L. litorale* and *L. corallinae*) and the significance of the bispores in the Corallinaceae. *Bot. Not.* (4) : 429-450.
- SUNESON S., 1982 — The culture of bisporangial plants of *Dermatolithon litorale* (Rhodophyta, Corallinaceae). *Brit. Phycol. J.* 17 : 107-116.
- WEST J.A., 1970a — The conspecificity of *Heterosiphonia asymmetria* and *H. densiuscula* and their life histories in culture. *Madrona* 20 : 313-319.
- WEST J.A., 1970b — The life history of *Rhodochorton concrescens* in culture. *Brit. Phycol. J.* 5 (2) : 179-186.
- WEST J.A., 1971 — Environmental control of hair and sporangial formation in the marine red alga *Acrochaetium proskaueri* sp. nov. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 7 : 377-384.
- WEST J.A., 1979 — The life history of *Rhodochorton membranaceum*, an endozoic red alga. *Bot. Mar.* 22 : 111-115.
- WEST J.A. and NORRIS R.E., 1966 — Unusual phenomena in the life-histories of Florideae in culture. *J. Phycol.* 2 : 54-57.
- WHITTICK A., 1984 — The Newfoundland Ceramiales, why are there so many tetrasporophytes? *Brit. Phycol. J.* 19 (2) : 201.